植 物 分 类 学 报 35(3):225~235(1997)
Acta Phytotaxonomica Sinica

泽泻科的花粉形态研究*

王青锋　张志耘**　陈家宽
(武汉大学生命科学学院植物科学系,武汉 430072)
(中国科学院植物研究所系统与进化植物学开放研究实验室,北京 100093)**

POLLEN MORPHOLOGY OF THE ALISMATACEAE

Wang Qing-feng　Zhang Zhi-yun**　Chen Jia-kuan
(*College of Life Sciences*, *Wuhan University*, Wuhan 430072)
(*Laboratory of Systematic and Evolutionary Botany*, *Institute of Botany*, *Chinese Academy of Sciences*, Beijing 100093)**

Abstract Pollen morphology of 27 species representing 11 genera of the Alismataceae was studied by light microscope (LM), scanning electron microscope (SEM) and transmission electron microscope (TEM). Based on the observed pollen characters, three types of pollen were distinguished: (A) The Caldesia-oligococca type. Disc- or lens-shaped, with 2 pores (pores probably equatorially orientated, opposite each other); pores situated in depressions, more or less circular with fimbriate, fold-like structures arising from the margins; the exine granulate or slightly spinulate under SEM. (B) The Sagittaria type. Spheroidal, pantoporate; pores in hardly sunken depression, delimited or not sharply delimited in outline, covered with coarsly or sparesly granulate or spinulate membranes; the exine spinulate with spinules 1~2 μm long. (C) The Alisma type. Rounded to polyhedral pantoporate; pores covered with granular membranes and circumpolar ornamented area, situated in depressions; the exine smooth to finely spinulate with spinules less than 0.5 μm long. The exine structure of all examined materials under TEM is three-layered: tectum, columellae and footlayer. The endexine is neither distinguished nor separated from the footlayer. The most primitive alismataceous pollen grains might be boat-shaped, monosulcate, with hardly sunkenpores, smooth pore membranes and exine spinulate exine without tectum perforation. The pollen of the Alismataceae is most likely derived from the monosulcate ancestor (possibly via nonaperturate intermediate) by an increase in pore number and a reduction in supratectal ornamentation. The evolutionary trends of alismataceous pollen are described as follows: (A) Pollen shape: from boat-shaped type to polyhedral one via a spherical intermediate condition, then to bilateral pollen, the highly derived. (B) Aperture: from the primitive monosulcate type to the pantoporate one via a nonaperturate condiation. (C) Aperture membrane: from smooth to granulate and spinulate. (D) Aperture not sunken was primitive; while sunken condition de-

* 国家自然科学基金资助项目。
1996-01-24 收稿。

rived. (E) The sculpture of exine: from spinulate to granulate or spinuleless. (F) Tectum with microchannels or channels might be derived, that without channels the most primitive.
Key words Alismataceae; Pollen morphology
摘要 本文对泽泻科11属27种代表植物的花粉进行了光学显微镜、扫描电镜和透射电镜观察。在系统描述了该科及各属植物花粉形态的基础上,将泽泻科植物的花粉划分为3种类型,即少果泽苔草型、慈菇型和泽泻型。根据花粉形态特征的比较,并依据泽泻科植物祖先类群的花粉具有船形、具单沟萌发孔、花粉外壁具明显的刺状纹饰、覆盖层完整无通道等特征,作者认为泽泻科植物花粉形态的如下演化趋势是明显的:由船形演化为卵球形、球形和多面体球形;由单沟萌发孔经过一无孔的中间类型演化为散孔类型;孔膜由光滑演化为具颗粒和小刺;萌发孔不内陷进化到内陷;花粉粒外壁的刺状纹饰逐渐过渡为颗粒状纹饰或者消失,以及覆盖层由无通道到具细通道和通道。
关键词 泽泻科;花粉形态

依据 Cook (1990)和 Haynes① 等人的观点,泽泻科植物共有11属约100种,主要分布于南北两半球的温带至热带的沼泽或潮湿地区。虽然 Wodehouse 早在1926年就已用光学显微镜观察了 *Sagittaria montevidensis* 的花粉,但对泽泻科植物花粉形态特征的系统研究则主要集中在本世纪70年代之后。Argue (1976、1974、1971②) 曾先后对泽泻科的10属50多种植物的花粉进行了光学显微镜、扫描电镜和透射电镜观察,并讨论了花粉形态特征所具有的分类学意义;Chanda *et al*. (1988)亦对泽泻科中7属24种植物的花粉进行了光学显微镜和扫描电镜观察,并依据花粉形态特征讨论了泽泻目 Alismatales 的系统发育;日本学者 Matsue (1981)观察了窄叶泽泻的花粉形态特征;Fillice (1983)通过光学显微镜和扫描电镜观察了阿根廷产的2属7种泽泻科植物的花粉形态特征;中国科学院植物研究所古植物室孢粉组等(1982)、简永兴等(1991)以及王伏雄等(1995)曾对国产4属20种泽泻科植物中的3属11种植物的花粉进行过光学显微镜和扫描电镜观察。此外,Hesse(1980)通过透射电镜观察,对泽泻 *Alisma plantagoaquatica* 和欧洲慈菇 *Sagittaria sagittifolia* 两种植物花粉鞘(pollenkit)的发育过程进行了描述;Meyer (1966)用透射电镜观察了泽泻和弯喙慈菇 *Sagittaria latifolia* 花粉壁的发育过程;而 Kuprianova (1948)、Dahlgren *et al*. (1982)、Zavada(1983)和 Dahlgren *et al*. (1985)等学者则分别从单子叶植物的范畴,讨论了包含泽泻科的泽泻目与其它单子叶植物类群的花粉形态及外壁结构的演化趋势和系统学意义。

作者在对泽泻科的孢粉学资料进行分析和整理时发现,虽然上述学者已对该科中大部分属的花粉形态特征进行过描述,但 Argue 对泽泻科植物花粉的研究更侧重于花粉壁的超微结构和花粉形态特征的光学显微镜观察,Chanda 等人的研究中则缺少了透射电镜观察的结果,其他学者的研究工作显得更为零散。另外,泽泻科中的一些重要类群如毛茛泽泻属 *Ranalisma*, 尚无孢粉学资料的报道。为了得到较为完整的孢粉学资料以便探讨

① Haynes R R, 1992. Alismataceae. In: Gunn C R *et al*. (eds): Families and Genera of Spermatophytes Recognized by the Agricultural Research Service.

② Argue C I, 1971. A comparative and developmental study of the pollen wall in selected species of the Alismataceae and Butomaceae. Ph D thesis, University Minnesota.

泽泻科植物的系统发育,本文选择了泽泻科 11 属中的 27 个代表种植物的花粉进行了光学显微镜、扫描电镜和透射电镜观察。

1 材料和方法

本文研究的材料均取自于腊叶标本(见附录)。光学显微镜观察的材料采用醋酸酐分解法处理,甘油胶封片后在显微镜下观察、测量和照相。扫描电镜观察的材料在解剖镜下直接将花粉涂撒在双面胶上,喷镀后在 Hitachi S-800 扫描电镜下观察和照相。透射电镜观察的材料先将花药用戊二醛-锇酸双固定,乙醇系列脱水后转入丙酮-树脂混合液中浸透,包埋后 LKB-Ⅲ型超薄切片机上进行切片,用醋酸双氧铀-柠檬酸铅双染,在 JEM-100CX 透射电镜下进行观察和照相。

2 观察结果

2.1 科的花粉形态特征(表 1)

花粉粒球形或多面体球形,直径 22.62～50.01 μm,具散孔,圆形萌发孔 9～30 个;稀为盘状,直径 32.26(27.82～34.85)μm,具两个萌发孔,相对而生。萌发孔孔缘界限明显或不明显,孔膜上具颗粒或小刺。外壁两层,近等厚或外层厚于内层,稀内层厚于外层。外壁表面具颗粒或小刺状纹饰。在透射电镜下花粉外壁外层(ektexine)分为 3 层:覆盖层、柱状层和基层,外壁内层(endexine)分化不明显。

2.2 各属的花粉形态特征

2.2.1 泽泻属 *Alisma* L. (表 1. 图版 1:1～8. 图版 5:55～62. 图版 7:95,96)

花粉粒球形或多面体球形,直径 28.20(22.62～37.41)μm。具散孔,圆形萌发孔 15～25 个,界限明显,直径约 3～6μm,孔膜上具颗粒。萌发孔内陷或微内陷,所在的外壁区域常侧扁,使得花粉多少呈多面体球状。

在光学显微镜下,外壁光滑,厚约 2～2.5 μm,可分为两层,且外层厚于内层。在扫描电镜下外壁纹饰为<0.5 μm 的小刺或微刺。

在透射电镜下,东方泽泻 *A. orientale* 的花粉外壁外层可见清楚的 3 层:覆盖层、柱状层和基层,厚约 1.9 μm,外壁内层不明显。覆盖层厚约 0.7 μm,其上分布有小刺,具细通道,表面具很薄的含油层;柱状层厚约 0.8 μm,由长短不一的规则小柱组成;基层厚约 0.4 μm。窄叶泽泻的外壁结构与东方泽泻相似,覆盖层和基层近等厚,柱状层由不规则的小柱组成并明显厚于覆盖层和基层,整个外壁厚约 2.3 μm。

2.2.2 圆果泻属 *Baldellia* Parl.(表 1. 图版 1:9,10. 图版 5:63,64. 图版 7:97)

花粉粒多面体球形,直径 25.29(24.24～27.27)μm。具散孔,圆形萌发孔 18～22 个,孔径约 5 μm,孔膜上具密集簇生的颗粒或小刺,孔内陷使花粉粒呈多面体球状。

在光学显微镜下,外壁光滑,厚约 1.8μm,可分为两层,内、外层等厚。在扫描电镜下花粉粒外壁上具<0.5 μm 的小刺状纹饰。

在透射电镜下,圆果泻 *B. ranunculoides* 的花粉外壁结构可见 3 层:覆盖层、柱状层和基层,厚约 1.5 μm。覆盖层表面无含油层,厚约 0.6 μm,无通道;柱状层由不规则小柱组成,厚约 0.5 μm;基层较薄,仅约 0.2 μm。外壁内层分化不明显。

表1 泽泻科植物的花粉形态特征

Table 1 Pollen morphology in the Alismataceae

种名 Species	形状 Shape	大小 Size (μm)	萌发孔 Aperture	外壁 Exine	纹饰 Ornamentation (SEM)
Alisma canalicuiatum	多面体-球形 polyhedral-spheroidal	34.10 (30.45~37.41)	散孔,18~25个 pantoporate, 18~25 pores	外壁外层厚于外壁内层 sexine>nexine	颗粒 granulate
A. gramineum	同上 do.	27.21 (24.54~30.60)	散孔,约21个 pantoporate, about 21 pores	同上 do.	同上 do.
A. lanceolatum	同上 do.	25.83 (24.19~27.84)	散孔,约20个 pantoporate, about 20 pores	同上 do.	同上 do.
A. orientale	同上 do.	25.76 (22.62~28.71)	散孔,约15个 pantoporate, about 15 pores	同上 do.	同上 do.
Baldellia ranunculoides	同上 do.	25.29 (24.24~27.27)	散孔,18~22个 pantoporate, 18~22 pores	外壁外层和内层近等厚 sexine=nexine	同上 do.
Burnatia enneandra	球形 spheroidal	31.27 (29.69~34.85)	散孔,约20个 pantoporate, about 20 pores	外壁外层厚于外壁内层 sexine>nexine	小刺 spinulate
Caldesia grandis	同上 do.	30.62 (27.88~33.33)	散孔,约18个 pantoporate, about 18 pores	外壁外层和内层近等厚 sexine=nexine	皱波-颗粒 rugulate-granulate
C. oligococca	盘状 disc-shaped	32.26 (27.82~34.85)	两孔,相对而生 2-porate, opposite each other	同上 do.	微颗粒 microgranulate
C. parnassifolia	球形 spheroidal	25.15 (22.73~27.27)	散孔,约12个 pantoporate, about 12 pores	同上 do.	<0.5 μm的小刺 spinulate, with spinules <0.5 μm
Damasonium alisma	同上 do.	28.32 (24.85~30.60)	散孔,约18个 pantoporate, about 18 pores	同上 do.	颗粒或小刺 granulate or spinulate
D. californicus	多面体-球形 polyhedral-spheroidal	34.24 (33.03~36.36)	同上 do.	同上 do.	颗粒 granulate
D. polyspermum	球形 spheroidal	34.30 (30.30~36.66)	散孔,约30个 pantoporate, about 30 pores	同上 do.	皱波-小刺 rugulate-spinulate
Echinodorus berteroi	近球形 subspheroidal	26.38 (24.24 ~28.18)	散孔,约12个 pantoporate, about 12 pores	外壁内层厚于外壁外层 sexine<nexine	同上 do.
E. cordifolius	卵球形 ovoid	24.29 (18.18~28.29)× 31.94 (30.30~34.84)	同上 do.	外壁外层厚于外壁内层 sexine>nexine	同上 do.
E. grandiflorus	球形 spheroidal	30.09 (26.66~36.36)	散孔,约10个 pantoporate, about 10 pores	外壁外层与内层近等厚 sexine=nexine	同上 do.
Limnophyton angolense	同上 do.	33.69 (30.30~36.66)	散孔,约18个 pantoporate, about 18 pores	同上 do.	小刺 spinulate
L. obtusifolium	同上 do.	47.28 (44.24~50.01)	同上 do.	同上 do.	同上 do.

Cont.

种名 Species	形状 Shape	大小 Size (μm)	萌发孔 Aperture	外壁 Exine	纹饰 Ornamentation (SEM)
Luronium natans	近球形 subspheroidal	30.78 (28.79~33.33)	散孔,约 20 个 pantoporate, about 20 pores	同上 do.	同上 do.
Ranalisma rostratum	同上 do.	28.15 (24.24~31.82)	散孔 15~20 个 pantoporate, 15~20 pores	同上 do.	皱波-小刺 rugulate-spinulate
Sagittaria guayanensis	球形 spheroidal	35.35 (31.82~39.39)	散孔,约 10 个 pantoporate, about 10 pores	同上 do.	小刺 spinulate
S. potamogetifolia	同上 do.	31.04 (28.18~33.63)	散孔,约 9 个 pantoporate, about 9 pores	同上 do.	同上 do.
S. pygmaea	同上 do.	28.74 (26.66~30.91)	散孔,约 12 个 pantoporate, about 12 pores	同上 do.	同上 do.
S. rigida	同上 do.	29.13 (27.27~30.91)	同上 do.	同上 do.	同上 do.
S. tengtsungensis	同上 do.	30.44 (29.39~33.63)	同上 do.	同上 do.	同上 do.
S. trifolia	同上 do.	27.94 (24.85~30.30)	散孔,约 9 个 pantoporate, about 9 pores	同上 do.	同上 do.
S. wuyiensis	同上 do.	32.19 (30.30~34.85)	散孔,约 12 个 pantoporate, about 12 pores	同上 do.	同上 do.
Wisneria schweinfurthii	同上 do.	32.51 (28.79~37.27)	散孔,约 18 个 pantoporate, about 18 pores	外壁内层厚于外壁外层 sexine<nexine	同上 do.

2.2.3　柏那特泻属 *Burnatia* Micheli(表 1. 图版 1:11,12. 图版 5:65. 图版 7:98)

花粉粒球形,直径为 31.27(29.61~34.85)μm。具散孔,圆形萌发孔 20 个左右,均匀分布于花粉粒表面,孔膜上具密集的颗粒或小刺,孔微内陷,孔间距 5 μm 左右。

在光学显微镜下,外壁光滑,厚约 2 μm,可分为内外两层,外层明显厚于内层。在扫描电镜下花粉粒外壁具小刺状纹饰。

在透射电镜下观察到柏那特泻 *B. enneandra* 的花粉外壁结构与圆果泻相似,外壁厚约 2 μm,其中覆盖层厚约 1.1 μm,具通道;柱状层由不规则的小柱组成,厚约 0.4 μm。

2.2.4　泽苔草属 *Caldesia* Parl.(表 1. 图版 2:13~18. 图版 5:66~69. 图版 7:99)

花粉粒球形,直径为 27.89(22.73~33.33)μm。具散孔,圆形萌发孔 12~18 个,孔径约 6 μm,孔缘界限不明显或明显,孔膜上具颗粒。

在光学显微镜下,外壁光滑,厚约 2 μm,内外层近等厚。在扫描电镜下花粉粒外壁纹饰为颗粒或小刺。少果泽苔草 *C. oligococca* 的花粉粒为扁平盘状,直径 32.26(27.82~34.85)μm,可能具相对而生的两个萌发孔,孔缘流苏状;在光学显微镜下外壁光滑,厚约 2 μm,可分为内外两层,近等厚。在扫描电镜下外壁具颗粒状纹饰。

在透射电镜下,泽苔草 *C. parnassifolia* 花粉的外壁结构与泽泻属相似,可见3层,覆盖层上具含油层。覆盖层与基层近等厚,厚约0.6 μm,覆盖层上具通道;柱状层由发育良好的规则小柱组成,厚0.5 μm;外壁内层分化不明显。

2.2.5 星果泻属 *Damasonium* Mill.(表1.图版2:19～24.图版6:70～74.图版7:100,101)

花粉粒球形、多面体球形,直径32.29(24.85～36.66)μm。具散孔,圆形萌发孔18～30个,孔径5～8 μm,孔缘界限明显,孔膜上具密集的颗粒,排列规则或不规则,孔内陷。

在光学显微镜下,外壁光滑,厚约2 μm,分层明显,内外层近等厚。在扫描电镜下,花粉粒的外壁纹饰为颗粒或小刺。加州星果泻 *D. californicus* 花粉粒孔膜上的突起为顶端渐尖的乳头状,且排列较规则,每孔的乳头状突起在孔膜上形成的一外突的圆丘(图版2:21,22)。

在透射电镜下,星果泻 *D. alisma* 的花粉外壁结构与泽泻属相似,但覆盖层上无通道,柱状层由不规则的小柱组成,厚约0.6 μm,外壁内层分化不明显。

2.2.6 刺果泽泻属 *Echinodorus* Rich。(表1.图版3:25～30.图版6:75～80.图版7:102)

花粉粒球形,直径为28.24(24.24～36.36)μm;或卵球形,大小为24.29(18.18～18.79)×31.94(30.30～34.85)μm。具散孔,圆形萌发孔10～12个,孔径4～6μm,孔缘界限明显或不明显,孔内陷。

在光学显微镜下,外壁光滑,分层明显,内外层近等厚或内层厚于外层。在扫描电镜下,花粉粒的外壁纹饰为皱波-颗粒或小刺。

在透射电镜下,心叶刺果泽泻 *E. cordifolium* 的花粉外壁结构为3层:覆盖层、柱状层和基层。覆盖层厚约0.6 μm,表面具含油层,无通道;柱状层由发育较好的规则小柱组成;基层较薄,其上具明显的细通道;外壁内层分化不明显。

2.2.7 沼草属 *Limnophyton* Miq.(表1.图版3:31～34.图版8:103,104)

花粉粒球形,直径为40.49(30.30～50.01)μm。具散孔,萌发孔16～20个,孔径约6 μm,孔缘界限不明显,孔膜上具粗糙的颗粒。

在扫描电镜下,花粉粒外壁纹饰为小刺,小刺长约1 μm,基部较宽。

在透射电镜下,*L. angolense* 的花粉外壁结构与圆果泻属相似,但覆盖层上具不明显的含油层,覆盖层偶具通道,柱状层的小柱不规则,小柱发育微弱时常形成较大的腔隙。外壁内层分化不明显。

2.2.8 匍枝泻属 *Luronium* Raf.(表1.图版3:35,36.图版6:81,82.图版8:105)

花粉粒近球形,直径为30.78(28.79～33.33)μm。具散孔,圆形萌发孔约20个,孔径约5 μm,孔缘界限明显,孔膜上具颗粒,孔内陷。

在光学显微镜下,外壁可见两层,内外层近等厚。在扫描电镜下,花粉粒的外壁纹饰为小刺,萌发孔外缘常具小穿孔。

在透射电镜下,匍枝泻 *L. natans* 的花粉外壁结构分为3层:覆盖层厚约0.5 μm,具通道;柱状层不规则,小柱发育微弱时往往形成腔隙;基层约0.3 μm厚,具通道。外壁内层分化不明显。

2.2.9 毛茛泽泻属 *Ranalisma*(表1. 图版4:37,38. 图版6:83. 图版8:106,107)

花粉粒球形,直径为28.15(24.24~31.82)μm。具散孔,圆形萌发孔15~20个,孔径约5μm,孔缘界限不明显,孔膜上具小刺,孔微内陷。

在光学显微镜下,花粉粒外壁分两层,内外层近等厚,表面具小刺。在扫描电镜下,外壁纹饰为皱波-小刺。

在透射电镜下,长喙毛茛泽泻 *R. rostratum* 的花粉外壁结构与泽泻属相似,但覆盖层上无通道,覆盖层上的小刺长约0.5μm,柱状层的小柱发育微弱。

2.2.10 慈姑属 *Sagittaria* L.(表1. 图版4:39~48. 图版5:49~52. 图版6:84~93. 图版8:108,109)

花粉粒球形,直径为30.68(24.85~39.39)μm。具散孔,萌发孔圆形、不规则或不明显,9~15个,孔径2~5 μm;孔膜上具颗粒、小刺,或孔膜纹饰与外壁表面相似而无法分辨。

在光学显微镜下,花粉粒的外壁分两层,内外层近等厚,表面具刺状突起。在扫描电镜下,花粉粒的外壁具0.8~2 μm长的小刺,小刺基部常较宽成短条状。

在透射电镜下,慈菇 *S. trifolia* 的花粉外壁结构可见3层,覆盖层具较明显的通道,刺状突起长1.5 μm左右;柱状层规则的小柱分布不均匀,偶而形成较大的腔隙;基层具细通道;外壁内层分化不明显。

2.1.11 魏司纳泻属 *Wisneria* Micheli(表1. 图版5:53,54. 图版6:94. 图版8:110,111)

花粉粒球形,直径为32.51(28.79~37.27)μm。具散孔,圆形萌发孔约18个,均匀分布于花粉粒表面,孔缘界限明显,孔膜上具颗粒,孔内陷,孔径5 μm左右。

在光学显微镜下,花粉粒的外壁可见两层,内层厚于外层。在扫描电镜下,花粉粒外壁的纹饰与慈菇属相似。

在透射电镜下,*W. schweinfurthii* 的花粉外壁结构可见3层:覆盖层、柱状层和基层。覆盖层上具含油层,偶具半通道或通道;柱状层由发育良好的密集规则小柱组成;基层平滑,无通道。外壁内层分化不明显。

3 讨论

3.1 泽泻科植物花粉类型的划分

Argue(1976)在对泽泻科植物孢粉的研究中,依据光学显微镜观察到的各种花粉的萌发孔数目和花粉粒形状,将其划分为两种类型:类型Ⅰ的花粉为透镜状,常具2个萌发孔,只有泽苔草属的两种植物:少果泽苔草和刺果泽苔草 *C. acanthocarpa* 的花粉属此种类型;泽泻科其余各属植物的花粉均属类型Ⅱ。依据花粉的形状、大小、萌发孔数目、外壁纹饰和外壁结构等特征又可将类型Ⅱ划分为泽泻型(Alisma)和慈菇型(Sagittaria)两个亚类:泽泻科型的花粉粒为球形或多面体球形,萌发孔圆形,19~29个,内陷,孔膜上具小颗粒,外壁具颗粒或<0.5 μm的刺状纹饰,泽泻属等4属植物的花粉属此亚类;慈菇型的花粉粒多为球形,常具9~17个萌发孔,偶而达到20多个,萌发孔圆形或不明显,孔膜上的颗粒较大,有时呈刺状,外壁具刺状纹饰,此亚类包括了慈菇属等7属植物的花粉。Argue还指出类型Ⅱ中的两个亚类并无严格的界线,有些类群植物的花粉常呈过渡状态,如泽苔

草属等。Chanda *et al*.(1988)通过光镜和扫描电镜观察了部分泽泻科植物的花粉后,划分出的3种类型与Argue的划分基本相同,Chanda将Argue的类型Ⅱ中的两个亚类作为与类型Ⅰ并列的两种类型,实际上Argue(见本文中注②)早期采用的就是这种划分方式。

笔者通过对泽泻科各属植物花粉形态特征的观察和比较,基本赞同Chanda等的观点,将泽泻科植物的花粉划分为以下3种类型:少果泽苔草型(Caldesia-oligococca type)、慈菇型(Sagitaria type)和泽泻型(Alisma type)。

3.1.1 少果泽苔草型 花粉粒盘状;萌发孔2个,相对生于两侧,孔缘流苏状,由边缘向内折叠;外壁两层近等厚;外壁表面纹饰为小颗粒。仅有少果泽苔草的花粉为此类型。

3.1.2 慈菇型 花粉粒球形或近球形,具散孔,萌发孔圆形,9~12个,孔缘界限明显或不明显,孔膜上具粗糙的颗粒或小刺,孔微内陷或不内陷;外壁两层,内外层近等厚或外层厚于内层,稀内层厚于外层。在扫描电镜下,外壁纹饰多为明显的小刺。在透射电镜下,外壁可见明显的3层:覆盖层、柱状层和基层,外壁内层分化不明显,覆盖层上偶具通道或半通道。柏那特泻属、沼草属、魏司纳泻属、泽苔草属、刺果泽泻属、毛茛泽泻属和慈菇属等属植物的花粉属此类型。

3.1.3 泽泻型 与慈菇型的主要区别在于:花粉粒多少呈多面体球状,这是由于萌发孔所在的区域侧扁,孔内陷所致。萌发孔15~30个,边缘界限明显,孔膜上具密集排列的颗粒或小刺。外壁分两层,近等厚或外层厚于内层;外壁表面近光滑或具颗粒以及<0.5 μm的小刺。透射电镜下的外壁结构与慈菇型基本相似,但覆盖层通道较普遍。此类型包括圆果泻属、星果泻属、匍枝泻属和泽泻属等属植物的花粉。

3.2 泽泻科植物花粉的起源和演化趋势

由于单沟型的花粉普遍存在于原始的单、双子叶植物中,孢粉学家大多赞同单沟型花粉为被子植物中最原始的类型之一这一观点。根据已有的资料和观察结果,作者认为泽泻科植物祖先类群花粉的特征可能为:船形,具单沟萌发孔,花粉粒外壁具明显的刺状纹饰,覆盖层完整无通道。这种较原始的花粉通过一种无萌发孔的中间类型,并逐步发生外壁小刺的减化、萌发孔的增多而形成泽泻科现存各类群所具有的各种类型的花粉(Chanda *et al*., 1988; Zavada, 1983; Argue, 1976)。在现存的植物类群中,与泽泻科亲缘关系较近的花蔺科Butomaceae具有单沟型花粉,但因其花粉外壁具网状纹饰以及具半覆盖层等特征而有别于原始泽泻科植物的,双子叶植物中的芡属*Euryale*植物的花粉单沟型、具完整覆盖层、外壁具明显刺状纹饰与泽泻科祖先类群的花粉类型最为接近(Meyer, 1966)。根据本文以及Argue、Chanda等人对泽泻科中各属代表种植物花粉形态特征及超微结构的观察结果,本文作者认为泽泻科内花粉形态特征的主要演化趋势如下:花粉粒形态由原始的船形逐步演化为卵球形、球形,最后进化到多面体球形;萌发孔孔膜由光滑逐步演化到具颗粒和小刺,萌发孔由不内陷演化到内陷;花粉粒外壁上的小刺逐步减化到颗粒状或近光滑;覆盖层由无通道演化为具细通道和通道。

3.3 少果泽苔草型花粉的演化位置

Wodehouse早已观察到少果泽苔草的透镜状花粉粒明显不同于泽泻科中的其它植物所具有的球状花粉粒(Wodehouse, 1936), Argue和Chanda等人的观察结果都证实了这一点。Argue还通过干涉显微技术看到了其相对而生的两个萌发孔(Chanda, 1988;Ar-

gue, 1976)。值得引起注意的是,少果泽苔草型花粉除了在花粉粒形状和萌发孔数目上与慈菇型、泽泻型有明显区别外,其萌发孔的特征也十分特殊:扫描电镜观察的结果显示出萌发孔上的颗粒状突起与花粉壁表面的颗粒是相同的,而萌发孔中央的突起物是由花粉粒外壁从孔缘处成流苏状向中央延伸、折叠而成(图版 2:15,16),萌发孔处并未象慈菇型和泽泻型花粉那样形成特殊的孔膜纹饰。依据笔者上述对泽泻科植物花粉的起源和演化趋势的推测,少果泽苔草型花粉应属较原始的类型,慈菇型次之,泽泻型花粉最为进化。但少果泽苔草型花粉是否为原始的单沟型花粉向慈菇型和泽泻型花粉演化的中间过渡类型还难下定论,因为对少果泽苔草型花粉的了解还十分有限,尚缺乏支持这一演化过程的有力的实验证据(Chanda, 1988)。

此外,Argue (1976)还认为,萌发孔的孔膜上颗粒的数量较多、排列紧密等特征有助于减少花粉粒原生质体的水分散失,较厚的孔间带(剖面)也有助于使花粉粒免遭恶劣环境的破坏,从而导致一种次生的风媒传粉方式的形成。但由于目前并不清楚造成这种结构变化的因素,具次生风媒传粉的种类报道也不多,故其系统学意义究竟有多大尚难确定。

致谢 本文实验中的部分材料分别由以下单位标本馆提供:Royal Botanic Gardens, Edinburgh (E); Royal Botanic Gardens, Melbourne, Australia (MEL); Missouri Botanic Gardens (MO); Institute de Botanique, Universite Montpellier, France (MPU); 江苏植省、中国科学院物研究所标本馆(NAS);中国科学院植物研究所标本馆(PE)。本文得到了中国科学院植物研究所路安民教授的指导;实验过程中曾得到中国科学院植物研究所温洁、肖荫厚和杨学健老师以及中国科学院微生物研究所谢家仪老师、中国科学院生物物理研究所傅广礼老师的热情帮助;郭友好老师帮助修改了英文摘要,作者谨此一并致以诚挚的谢意。

参 考 文 献

王伏雄,钱南芬,张玉龙等,1995. 中国植物花粉形态(第二版). 北京:科学出版社,58～59

中国科学院植物研究所古植物室孢粉组,中国科学院华南植物研究所形态研究室,1982. 中国热带亚热带被子植物花粉形态. 北京:科学出版社,401～402

简永兴,王徽勤,1991. 湖北省泽泻科、水鳖科、眼子菜科及茨藻科植物花粉形态研究. 武汉植物学研究, **9**(1):21～27

Argue C I, 1974. Pollen studies in the Alismataceae. Bot Gaz, **135**(4):338～334

Argue C I, 1976. Pollen studies in the Alismataceae with special reference to taxonomy. Pollen et Spores, **18** (2):161～201

Chanda S, Nilsson S, Blackmore S, 1988. Phytogenetic trends in the Alismatales with reference to pollen grains. Grana, **27**:257～272

Cook C D K, 1990. Aquatic Plant Book. Netherland: SPB Academic Publishing, 24～30

Dahlgren R M T, Clifford H T, Yeo P F, 1985. The Families of the Monocotyledons (Structure, Evolution and Taxonomy). Berlin : Springer-Verlag, 292～303

Filice M A C, 1983. Pollen de Alismataceaem , Butomaceae de la Flora Bonaerense. Boletin de la Sociedad Argentina de Botnica, **22**(1～4):237～253

Hesse M, 1980. Entwicklungsgeschichte und ultrastruktur von pollenkit und exine bei nahe verwandten entomophilen und anemophilen angiospermensippen der Alismataceae, Liliaceae, Juncaginaceae, Cyperaceae, Poaceae und Araceae. Pl Syst Evol, **134**:229～267

Kuprianova L A, 1948. Morphologie des pollens dev monokotylen. Arb Komarov Inst Bot Akad Wiss USSR, **1**(7):163～262

Matsue M, 1981. Pollen morphology of Alisma canaliculatum. Japan Bull Osaka Mus Nat Hist, **35**:73～93

Meyer N R, 1966. On the development of pollen grains of elobiae and on their relation to Nymphaeaceae. Bot

ZH, **51**:1736~1740

Wodehouse R P, 1926. Morphology of pollen grains in relation to plant classification. J N Y Bot Gard, **27**(319):145~154

Wodehouse R P, 1936. Pollen grains in the identification and classification of plants. Ⅷ. The Alismataceae. Amer J Bot, **23**:535~539

Zavada M S, 1983. Comparative morphology of monocot pollen and evolutionary trends of apertures and wall structure. Bot Rev, **49**(4):331~379

图版说明 Explanation of plates

图版1~图版4 花粉粒扫描电镜照片

图版5 花粉粒扫描电镜和光学显微镜照片

图版6 花粉粒光学显微镜照片

图版7~图版8 花粉外壁结构的透射电镜照片 T. 覆盖层; C. 栓状层; Mc. 微通道

Plate 1 SEM Photographs of pollen grains 1,2. *Alisma canaliculatum*. 3,4. *A. gramineum*. 5,6. *A. oriendtale*. 7,8. *A. lanceolatum*. 9, 10. *Baldellia ranunculoides*. 11, 12. *Burnatia enneandra*. (1,3,5,7,9,11. ×3000; 2,4,6,8,10,12. ×10000)

Plate 2 SEM Photographs of pollen grains 13,14. *Caldesia grandis*. 15,16. *C. oligococca*. 17,18. C. parnassifolia. 19,20. Damasonium alisma. 21,22. D. californicus. 23,24. D. polyspermum. (13,15,17,19,21,23. ×3000; 14,16,18,20,22,24. ×10000)

Plate 3 SEM Photographs of pollen grains 25,26. *Echinodorus cordifolium*. 27,28. *E. berteroi*. 29,30. *E. grandiflorus*. 31, 32. *Limnophyton obtusifolium*. 33, 34. *L. angolense*. 35, 36. *Luroniun natans*. (25,27,29,31,33,35. ×3000;26,28,30,32,34,36. ×10000)

Plate 4 SEM Photographs of pollen grains 37,38. *Ranalisma rostratum*. 39,40. *Sagittaria guayanensis*. 41,42 *S. potamogetifolia*. 43,44 *S. pygmaea*. 45,46. *S. rigida*. 47,48. *S. tengtsungensis*. (37, 39,41,43,45,47. ×3000);38,40,42,44,46,48. ×10000)

Plate 5 SEM Photographs of pollen grains (49~54) and LM (55~69) 49,50. *Sagittaria trifolia*. 51, 52. *S. wuyiensis*. 53, 54. *Wisneria schweinfurthii*. 55, 56. *Alisma canaliculatum*. 57, 58. *A. gramineum*. 59,60. *A. lanceolatum*. 61,62. *A. orientale*. 63,64. *Baldellia ranunculoides*. 65. *Burnatia enneandra*. 66,67. *Caldesia grandis*. 68. *C. oligococca*. 69. *C. parnassifolia*. (49,51,53. ×3000; 50,52,54. ×10000; 55~69. ×1300)

Plate 6 LM Photographs of pollen grains 70. *Damasonium alisma*. 71,72. *D. californicus*. 73,74. *D. polyspermum*. 75,76. *Echinodorus berteroi*. 77,78. *E. cordifolius*. 79,80. *E. grandiflorus*. 81. 82. *Luronium natans*. 83. *Ranalisma rostratum*. 84. *Sagittaria guayanensis*. 85.86. *S. potamogetifolia*. 87. *S. pygmaea*. 88. *S. rigida*. 89. *S. tengtsungensis*. 90,91. *S. trifolia*. 92,93. *S. wuyiensis*. 94. *Wisneria schweinfurthii*. (70~94. ×1300)

Plate 7 The exine ultrastructure of pollen grains under TEM 95. *Alisma orientale*. 96. *A. canaliculatum*. 97. *Baldellia ranunculoides*. 98. *Burnatia enneandra*. 99. *Caldesia parnassifolia*. 100, 101. *Damasonium alisma*. 102. *Echinodorus cordifolius*. (95,98,101,102. ×20000;96,99. ×13000;97. ×10000;100. ×6000)

Plate 8 The exine ultrastructure of pollen grains under TEM 103,104. *Limnophyton angolense*. 105. *Luronium natans*. 106,107. *Ranalisma rostratum*. 108,109. *Sagittaria trifolia*. 110,111. *Wisneria schweinfurthii* (103,106,108,110. ×5000; 104,105,109. ×20000;107,111. ×13000)

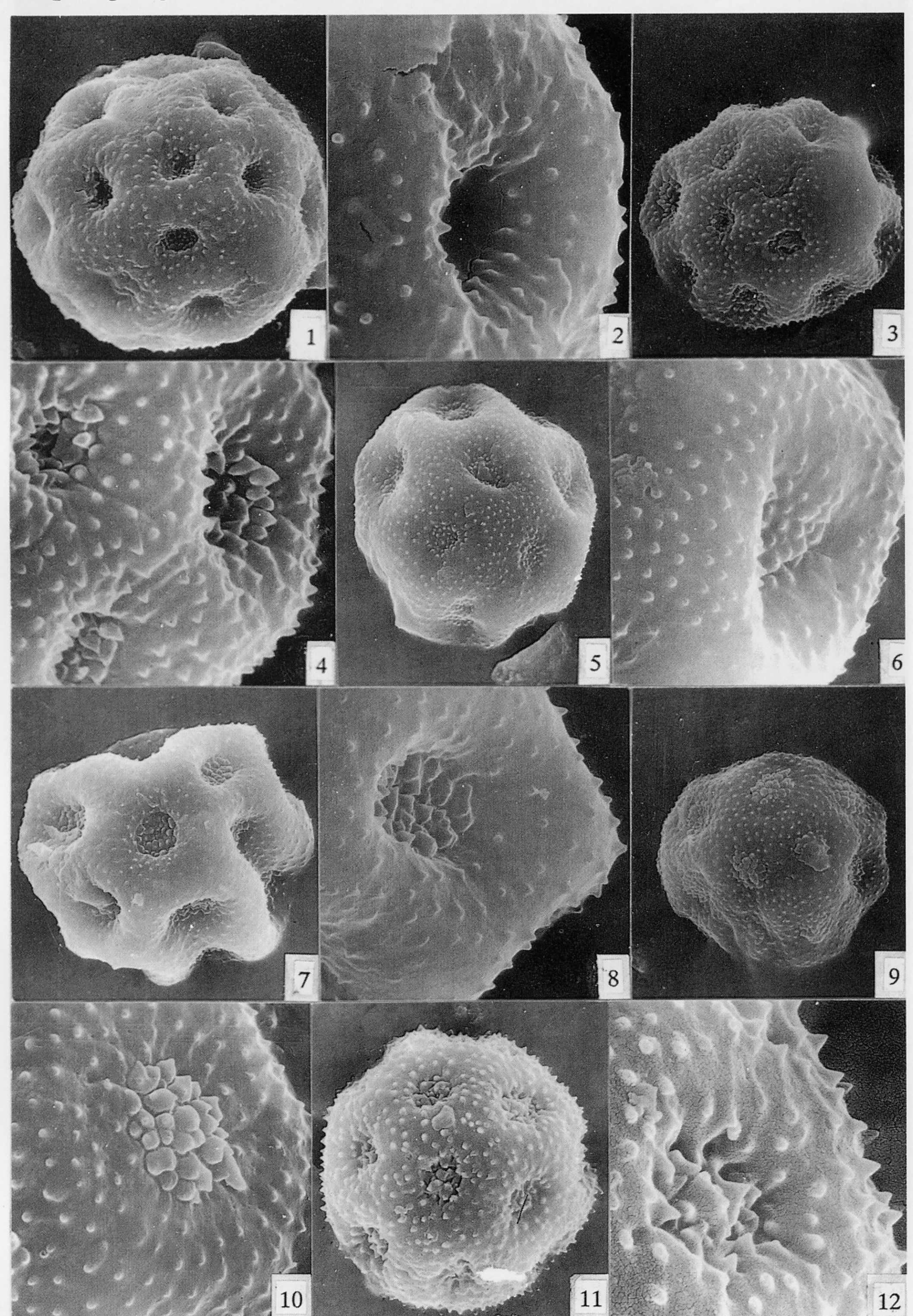
Plant 7~Plate 8: T = tectum; C = columellae; F = footlayer; Mc = microchannel. The arrowhead indicates microchannel.

实验材料名录

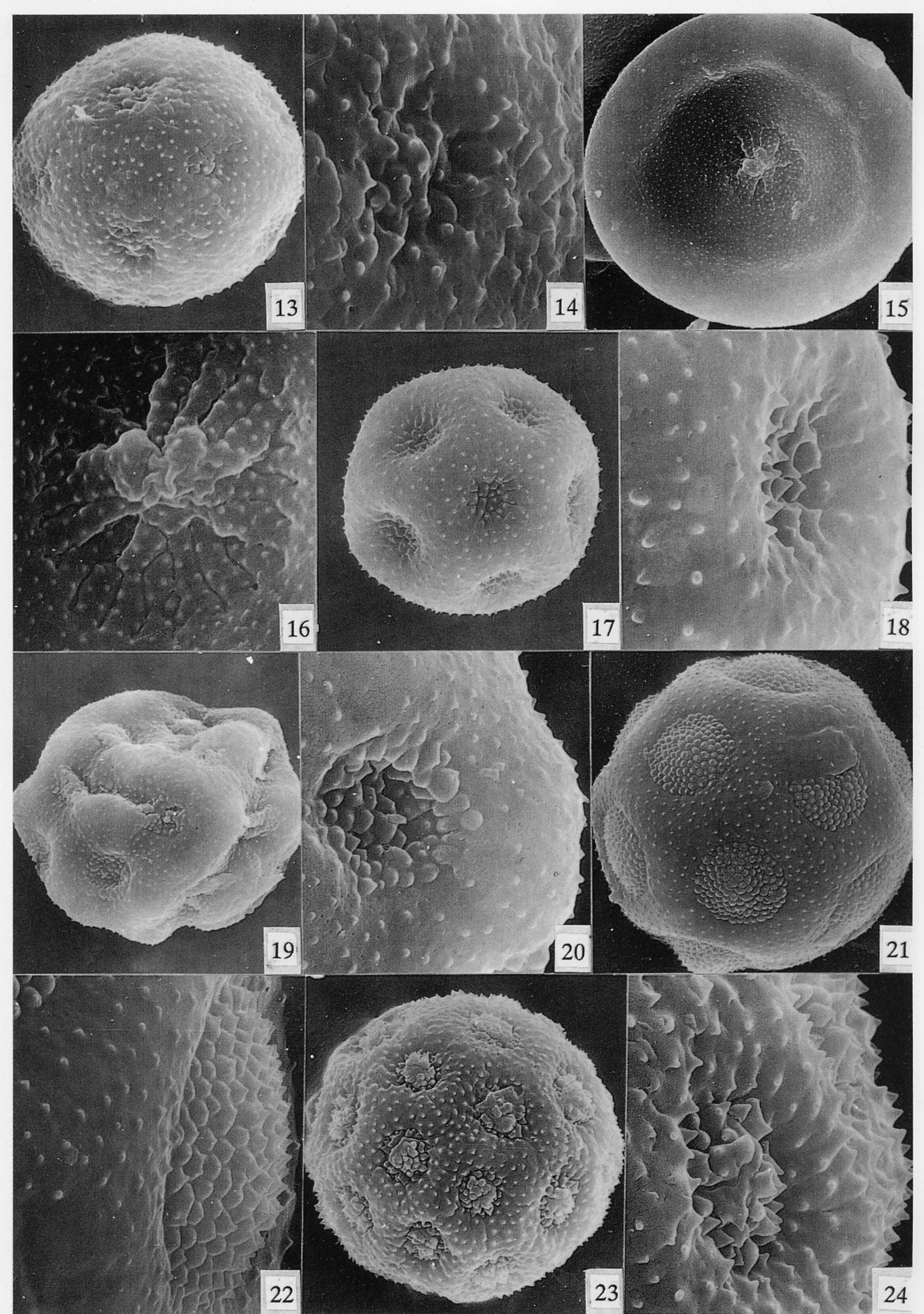
Appendix. List of the species examined for this study

species (种名)	locality (采集地)	collector (采集人)	No. (采集号)[①]
Alisma canaliculatum	Hefeng, Hubei, China(湖北鹤锋)	J. K. Chen(陈家宽)	C0052(WH)
A. gramineum	Romania	M. Cirtu	unknown(PE)
A. lanceolatum	Romania	E. Topa	unknown(PE)
A. orientale	Kunming, Yunnan, China(云南昆明)	Q. F. Wang(王青锋)	W100(WH)
Baldellia ranunculoides	Spain	P. E. Gibbs *et al.*	607/69(E)
Burnatia enneandra	Chari central	unknown	9130(MPU)
Caldesia grandis	Yizhang, Hunan, China(湖南宜章)	Q. F. Wang(王青锋)	W174(WH)
C. oligococca	Australia	M. Lazarides	8794(MEL)
C. parnassifolia	Jiangyong, Hunan, China(湖南江永)	Q. F. Wang(王青锋)	W006(WH)
Damasonium alisma	France	unknown	209(MPU)
D. californicus	California, U. S. A	B. Anderson	2677(NAS)
D. polyspermum	France	B. Biche	1299(MPU)
Echinodorus berteroi	Texas, U. S. A	J. C. Solomon	2724(MO)
E. cordifolius	U. S. A	F. H. Utech *et al.*	82-525(PE)
E. grandiflorus	unknown	R. Kummrow *et al.*	2573(PE)
Limnophyton angolense	North Rhodesia	R. B. Drummond *et al.*	6271(E)
L. obtusifolium	Ceylon	T. Koyama	13594(PE)
Luronium natans	France	unknown	166(MPU)
Ranalisma rostratum	Dongxiang, Jiangxi, China(江西东乡)	Q. F. Wang(王青锋)	W003(WH)
Sagittaria guayanensis	Yangchun, Guangdong, China (广东阳春)	J. K. Chen(陈家宽)	C0184(WH)
S. potamogetifolia	Chong'an, Fujian, China(福建崇安)	J. K. Chen(陈家宽)	C0152(WH)
S. pygmaea	Chong'an, Fujian, China(福建崇安)	J. K. Chen(陈家宽)	C0173(WH)
S. rigida	U. S. A	J. K. Chen(陈家宽)	156(WH)
S. tengtsungensis	Tengchong, Yunnan, China(云南腾冲)	Q. F. Wang(王青锋)	W070(WH)
S. trifolia	Jianli, Hubei, China(湖北监利)	J. K. Chen(陈家宽)	C091(WH)
S. wuyiensis	Pucheng, Fujian, China(福建蒲城)	Q. F. Wang(王青锋)	W125(WH)
Wisneria schweinfurthii	Botswana	D. G. Long et al.	476(E)

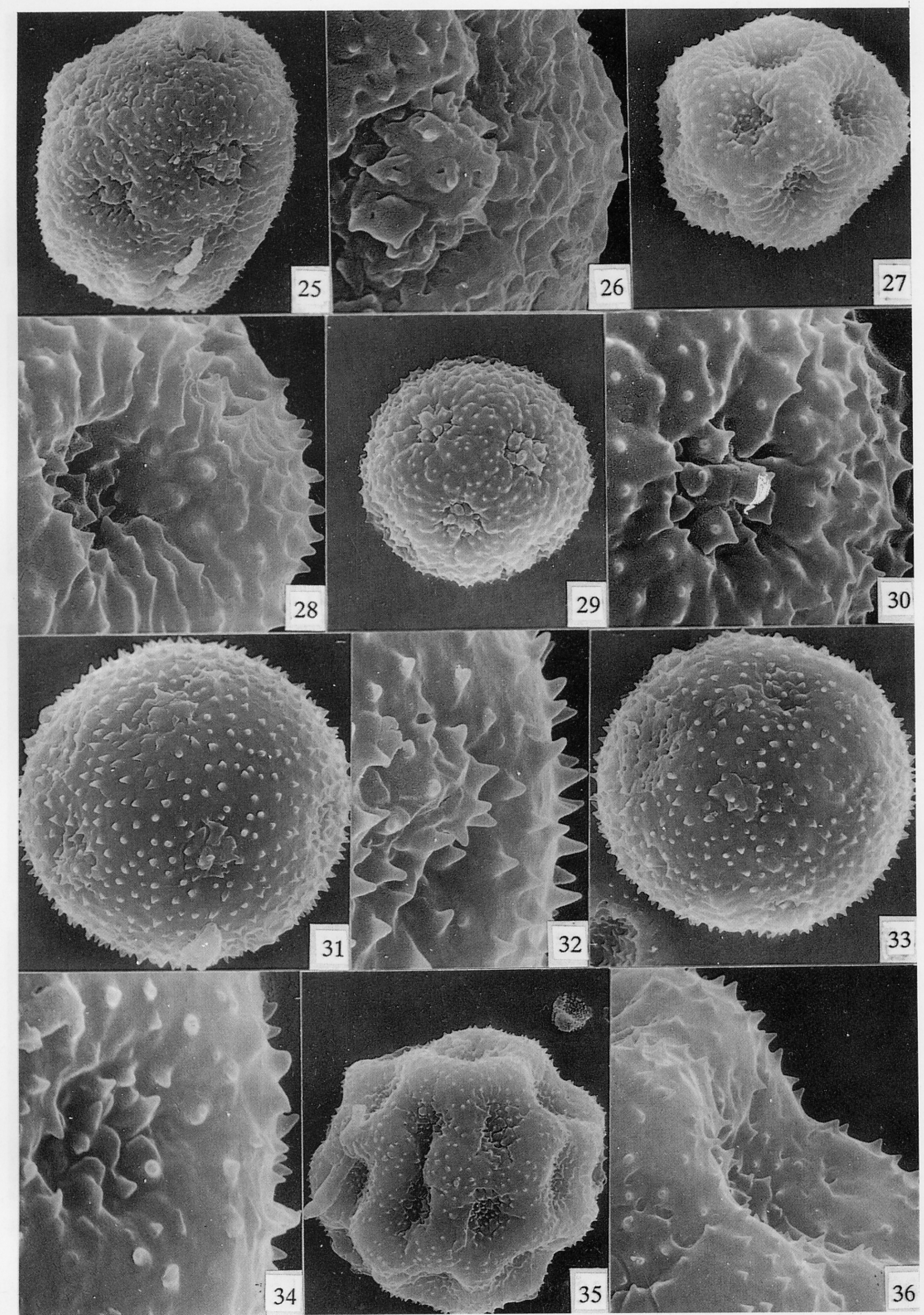
①indicating the herbarium where the vouchers are preserved.



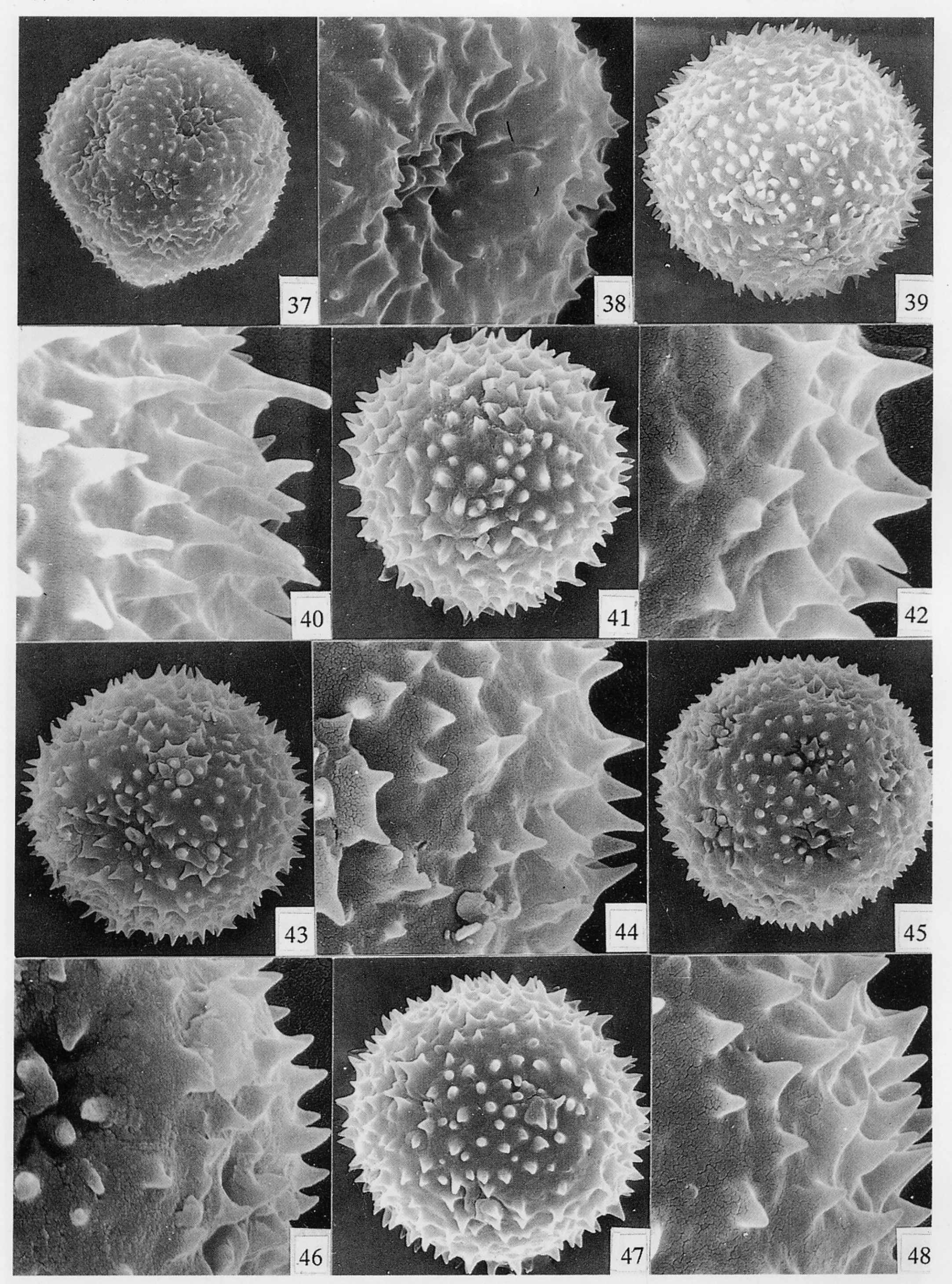
See explanation at the end of text



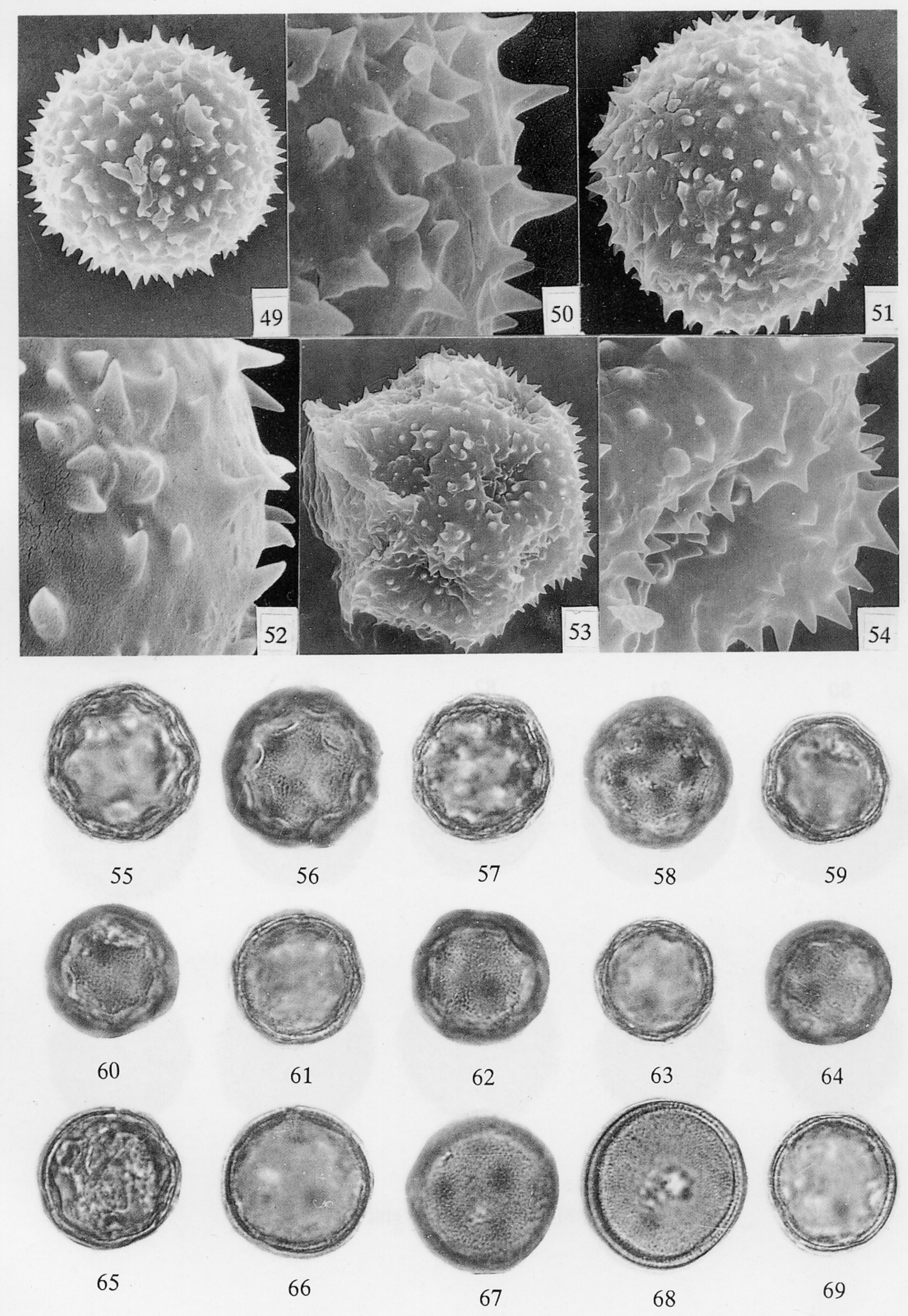
See explanation at the end of text



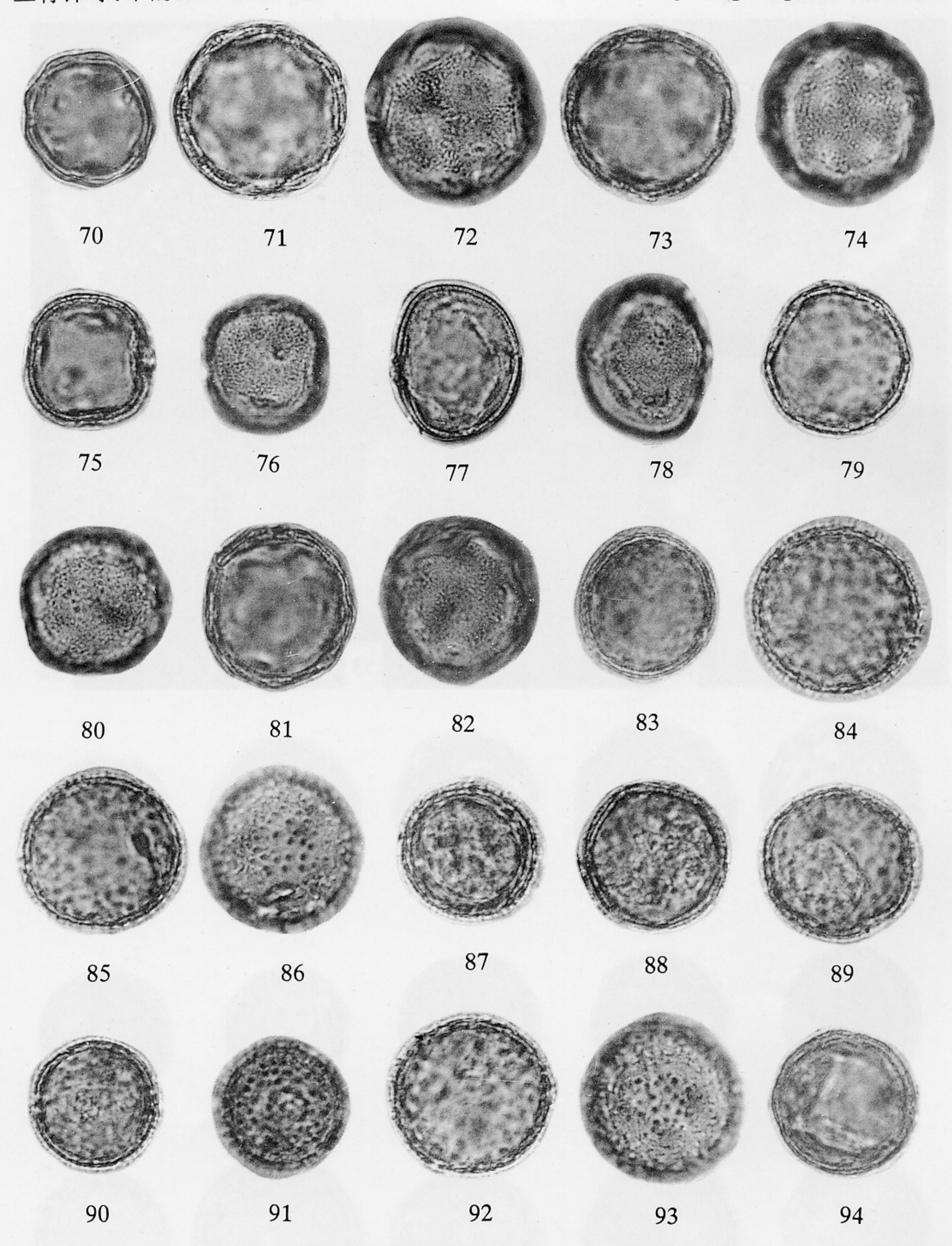
See explanation at the end of text



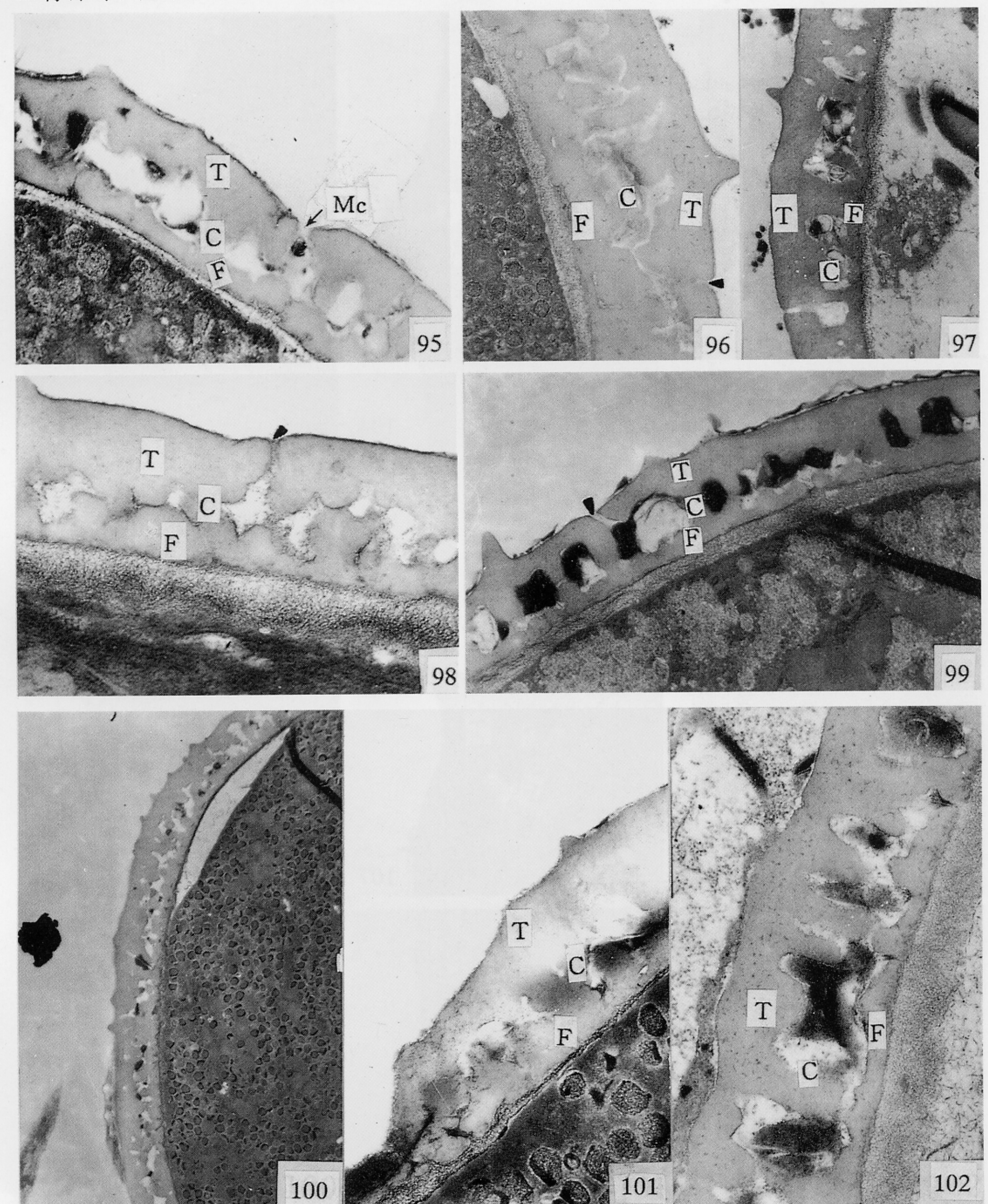
See explanation at the end of text



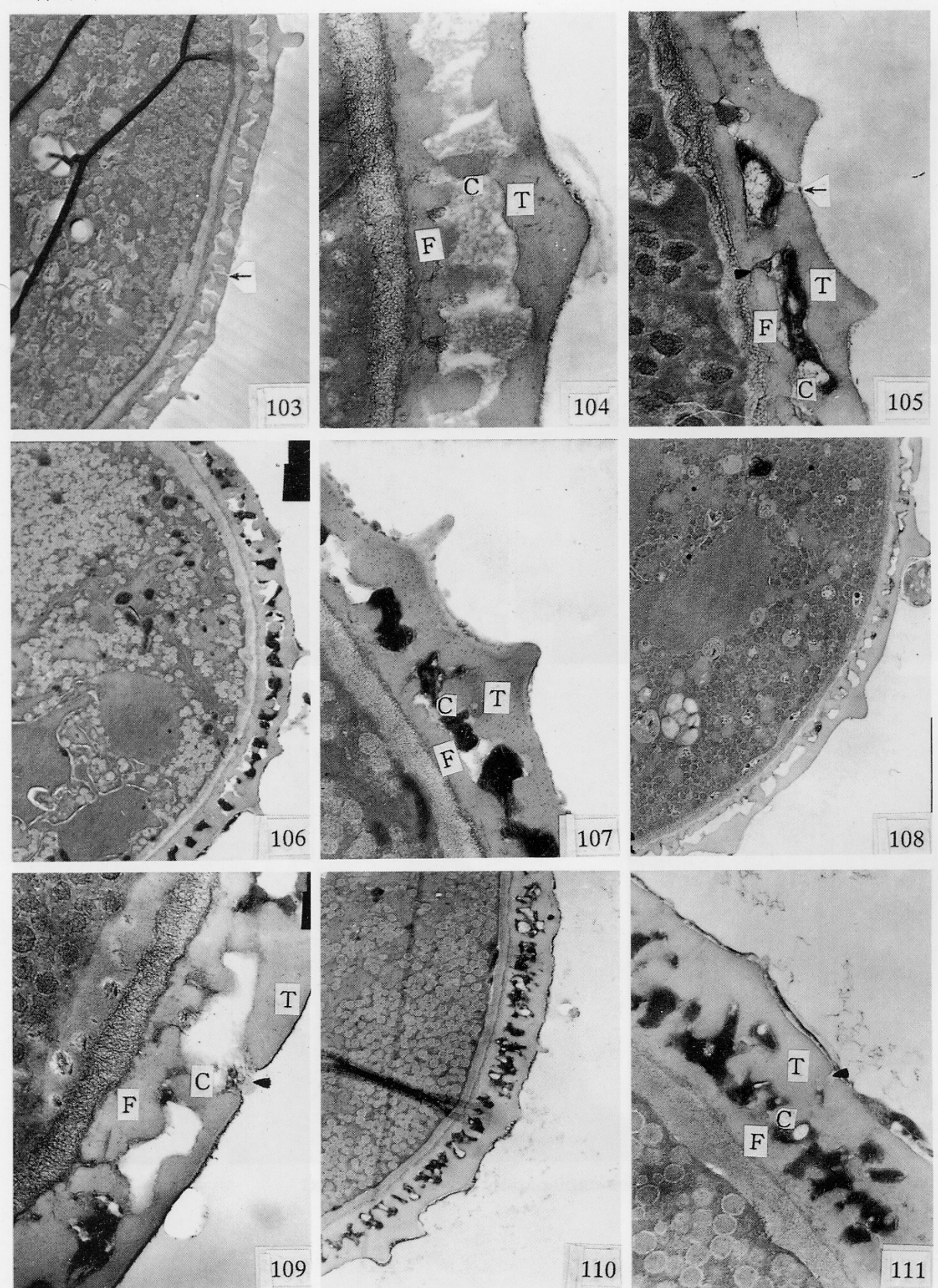
See explanation at ꞁne end of text



See explanation at the end of text



See explanation at the end of text



See explanation at the end of text